

УДК 593.194

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТИПА МУХОЗОА

© А. С. Дудин

ФГНУ «ГосНИОРХ»
С.-Петербург, наб. Макарова, 26, 199053
E-mail: alexander.s.dudin@gmail.com
Поступила 31.03.2009

В статье приводится обзор и критическая оценка современных публикаций, касающихся исследований жизненных циклов представителей типа Мухозоа.

Ключевые слова: Мухозоа, Myxosporea, актиноспоры, *Oligochaeta*, жизненный цикл.

С появлением первых сводок миксоспоридии рассматривались как высокоспециализированные облигатные паразиты пресноводных и морских рыб (Thelohan, 1892, 1895; Doflein, 1899). Однако в последние годы список хозяев миксоспоридий был дополнен млекопитающими (Friedrich et al., 2000), рептилиями (Eiras, 2005) и птицами (Bartolomew et al., 2008).

Длительное время считалось, что жизненный цикл миксоспоридий моноксенный, а именно после завершения их развития в организме рыбы зрелые споры выводятся во внешнюю среду, где и заглатываются другими рыбами. Основанием для этого послужили результаты опытов Ауэрбаха (Auerbach, 1910). Также в зависимости от наличия или отсутствия у спор отростков и ребрышек было предложено разделять миксоспоридии на группы с медленно и быстроопускающимися спорами, как пример адаптации паразитов к биологии их хозяев (Шульман, 1966, 1984). Этот подход широко использовался отечественными учеными при проведении ихтиопаразитологических исследований. В то же время несмотря на детальные фаунистические работы, некоторые аспекты биологии миксоспоридий остались малоисследованными. К ним можно отнести изучение жизненного цикла, а точнее его экспериментального подтверждения. Еще в 1924 г. Плен (Plehn, 1924) отмечала, что заражение форели свежесделанными спорами миксоспоридии *Muxobolus cerebralis* невозможно. К таким же результатам пришла и Успенская (Успенская, 1955). Мнение о прямой передаче *Muxobolus carassii* получило подтверждение в работе Юнчиса (Юнчис, 1984). В это же время было сделано открытие, которое в корне изменило представления не только о жизненном цикле миксоспоридий, но и о их

взаимоотношениях с актиноспоридиями, входящими в ранге 2-го самостоятельного класса в тип Мухозоа. Авторами этого открытия стали американские исследователи Вольф и Маркив, которые проводили исследования жизненного цикла миксоспоридии *Мухоболус церебралис*, возбудителя опасного заболевания — вертежа лососевых (Wolf, Markiw, 1984). В ходе экспериментальной работы этими учеными был установлен факт, что в жизненном цикле данной миксоспоридии присутствует второй хозяин, водная олигохета рода *Tubifex*, в которой развивается так называемая актиноспорейная стадия. Таким образом, актиноспоридия рода *Triactinomyxon*, считавшаяся ранее самостоятельным паразитом водных аннелид, оказалась звеном в жизненном цикле миксоспоридии *Мухоболус церебралис*. При проведении экспериментальных заражений рыбы спорами *Triactinomyxon* было описано проникновение амебоидных зародышей (спороплазмы) актиноспоридий через кожу радужной форели в глубокие слои эпителия (Markiw, 1989). Также было показано, что воротами для проникновения паразита могут служить жабры и буккальные впадины. После публикации этих сенсационных данных многие ученые взялись за изучение жизненных циклов миксоспоридии.

Работа Гамильтона и Каннинг (Hamilton, Canning, 1987) была специально предпринята для проверки результатов экспериментов Вольфа и Маркив, но эти авторы не смогли достоверно подтвердить наличие сложного жизненного цикла у *Мухоболус церебралис*. Исследователи не получили заражения олигохет при скармливании им спор миксоспоридии, а также не выявили очевидной корреляции между встречаемостью *Triactinomyxon dubium* (по их мнению, являющегося синонимом *T. girosalmo*) и *Мухоболус церебралис*. Чепурная после неудачных попыток заразить трубочника спорами *Мухоболус павловский* пришла к выводу, что олигохеты, по всей видимости, являются лишь транспортным хозяином миксоспоридий (Чепурная, 1991). Также о невозможности заражения олигохет спорами миксоспоридий сообщил Шекели (Szekely, 1991). В свою очередь прямое заражение золотых рыбок спорами *Мухоболус караси* удалось Харри (Харри, 1992).

Одновременно появляются и публикации, подтверждающие результаты исследований Вольфа и Маркив. Уже в 1989 г. выходит статья Эль-Матбули и Хоффмана (El-Matbouli, Hoffman, 1989) в которой описывается успешная экспериментальная передача двух видов миксоспоридий (*Мухоболус котти* и *М. церебралис*) через тубифицид. На протяжении двух лет было проведено 2 серии экспериментов. Каждая из серий в свою очередь состояла из опытов с прямым заражением рыб и опытов с использованием олигохет как дополнительных хозяев. В первой серии использовались миксоспоридии *Мухоболус котти* из бычка-подкаменщика, а во второй — *М. церебралис* из радужной форели. Для прямого заражения проводили скармливание здоровым рыбам гомогенизированных частей тела зараженных рыб. Результатом этих опытов было отсутствие каких-либо признаков заражения как в случае с *Мухоболус котти*, так и с *М. церебралис*. Опыты по непрямому заражению, напротив, дали положительные результаты. Было отмечено, что на 80-й день после заражения спорами *Мухоболус котти* смеси стерильных олигохет, состоящей из 90 % *Tubifex tubifex* и 10 % *T. ignotus* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, в клетках эпителия кишечника этих беспозвоночных обнаруживались стадии развития актиноспоридий. Парящие споры актинос-

поридии рода *Triactinomyxon* появлялись в воде на 125-й день после заражения олигохет. При содержании бычков с олигохетами, выделяющими споры актиноспоридий, у рыб наблюдалось развитие *Myxobolus cotti*. Опыты по заражению олигохет спорами *M. cerebralis* показали, что на 82-й день в клетках эпителия кишечника *Tubifex tubifex* обнаруживаются панспороцисты, а затем и сами споры актиноспоридий, а начиная с 92-го дня происходит выделение этих спор в воду. Также было установлено развитие симптомов вертежа при контакте здоровой рыбы с зараженными *Triactinomyxon girosalmo* олигохетами (совместное содержание, скормливание).

Следующей миксоспорицией, для которой было установлено наличие сложного жизненного цикла, стал вид *Myxobolus pavlovskii* — возбудитель жаберного заболевания толстолобика (El-Matbouli, Hoffman, 1991). Методика проведения экспериментов повторяла схему использовавшуюся ранее для изучения *Myxobolus cotti* и *M. cerebralis*. Однако авторы отказались от попыток прямого заражения толстолобика спорами *Myxobolus pavlovskii*, так как подобные опыты уже проводились ранее (Molnar, 1979) и дали отрицательный результат. В ходе проведенных исследований было выяснено, что на 120-й день после контакта стерильных олигохет со спорами *M. pavlovskii* наблюдается выделение парящих спор актиноспоридий рода *Hexactinomyxon*. В экспериментах по заражению толстолобиков спорами *Hexactinomyxon* наблюдалось развитие на жабрах рыбы цист со спорами *M. pavlovskii*.

Важной в изучении жизненных циклов миксоспоридий стала работа Якоямы (Yakoyama et al., 1991). В ней представлена методика проведения исследований, которая впоследствии стала типовой для подобного рода работ. Якояма детально проработал методику содержания и выделения зараженных олигохет, а также сбора, концентрации и фиксации актиноспоридий. В своих исследованиях автор использовал олигохет *Branchiura sowerbyi*, собранных на фермах по разведению золотых рыбок. В результате было продемонстрировано развитие миксоспоридии *Myxobolus* sp. в селезенке золотых рыбок при их контакте с актиноспорами *Raabeia* sp.

В 1991 г. появляются работы, в которых доказывается, что в жизненном цикле миксоспоридии *Henneguya ictaluri* (возбудителя пролиферативного жаберного заболевания канального сомика *Ictalurus punctatus*) участвует актиноспора рода *Aurantiactinomyxon*, развивающаяся в олигохете *Dero digitata* (Burtle et al., 1991). Актиноспоридия того же рода, но развивающаяся в полихете *Manayunkia speciosa*, отмечена как дополнительная стадия в жизненном цикле опасного паразита лососевых *Ceratomyxa shasta*. В другой работе указывается, что передача миксоспоридии *Hoferellus cyprini*, паразита обыкновенного карпа, возможна при совместном содержании рыбы с олигохетами, выделяющими неустоенный тип актиноспоридий (Grossheider, Korting., 1992).

В 1992—1993 гг. ученые из Германии (El-Matbouli et al., 1992a) и Японии (Yakoyama et al., 1993 a) независимо друг от друга проводили экспериментальные исследования жизненного цикла *Hoferellus carrasii*. Результатом этих исследований стало получение крайне противоречивых данных. В серии опытов немецких исследователей миксоспоридия развивалась в олигохетах *Tubifex tubifex*, *T. ignotus*, *Limnodrilus hoffmeisteri* в течение

90 дней, образуя актиноспоры рода *Aurantiactinomyxon*. В свою очередь опыты японских ученых свидетельствовали о том, что *Hoferellus carrasii* на протяжении 200 дней развивается в олигохетах *Branchiura sowerbyi*, образуя актиноспоры рода *Neoactinomyxon*. Из полученных результатов можно сделать вывод о том, что *Hoferellus carrasii* из Европы отличается от *H. carrasii* из Азии и, по всей видимости, исследователи имели дело с совершенно разными видами, объединенными в один из-за сходства их спор.

Следующей миксоспорицией, выбранной для изучения жизненного цикла, стал паразит лососевых *Мухоболус арктикус* (Kent et al., 1993). Попытки прямой передачи миксоспориции рыбе были безуспешны. В этих опытах использовались как свежевыделенные споры, так и споры, выдержанные в воде в течение 5 мес. Как показали эксперименты, жизненный цикл *Мухоболус арктикус* протекает с участием актиноспориции рода *Triactinomyxon*, развивающейся в олигохетах *Stilodrilus heringianus* в течение 90 дней.

В 1993 г. выходят в свет работы, в которых дается расшифровка жизненных циклов еще 3 видов миксоспориций. Было установлено, что *Мухоболус караси* развивается в олигохетах *Tubifex tubifex* в течение 91 дня, а инвазионной стадией для рыбы является актиноспориция рода *Triactinomyxon* (El-Matbouli, Hoffman, 1993). В цикле развития *Mixidium giardi* принимает участие актиноспориция *Aurantiactinomyxon* и олигохета *Tubifex tubifex* (Benjiba, Marques, 1993), а миксоспориция *Zschokella* sp. передается с участием актиноспориции рода *Echinactinomyxon*, развивающейся в олигохете *Branchiura sowerbyi* (Yokoyama et al., 1993).

После появления многочисленных сообщений о наличии у миксоспориций в сложном жизненном цикле актиноспорейной стадии перед учеными встал вопрос о взаимоотношениях между классами Actinosporea и Мухоспореа. В появившейся в 1994 г. работе было предложено полностью упразднить класс Actinosporea, сохранив при этом систему миксоспориций, а при описании актиноспор временно до расшифровки цикла использовать бывшие родовые названия актиноспориций, как названия для сборных групп, характеризующих их морфологию (Kent et al., 1994).

Работа Якоямы с соавт. (Yakoyama et al., 1995) была посвящена расшифровке цикла развития миксоспориции *Мухоболус культур*. Ими было установлено, что этот паразит развивается в олигохете *Branchiura sowerbyi*, а инвазионной стадией для рыбы является актиноспора сборной группы *Raabeia*. Эксперименты Успенской показали, что жизненный цикл миксоспориции *Zschokella nova* происходит с участием олигохеты *Tubifex tubifex* и актиноспориции *Siedleckiella* (Успенская, 1995).

Результатом активной деятельности исследователей стало то, что к началу XXI в. уже имелись сведения о присутствии актиноспорейной фазы у более чем 35 миксоспориций (см. таблицу).

Наряду с работами по расшифровке жизненных циклов миксоспориций стали появляться исследования по изучению биологии актиноспориций. Так, на примере миксоспориции *Мухоболус церебралис* описывается развитие актиноспорейной стадии в олигохетах (El-Matbouli, Hoffman, 1992b, 1998). Развитие начинается, когда споры миксоспориций вместе с грунтом попадают в кишечник олигохеты. Там происходит выстреливание стрекательных нитей. После этого створки споры открываются и из нее наружу

Список микоспоридий с расшифрованным жизненным циклом
(по разным источникам)

List of myxosporidian species with known life cycles

Вид микоспоридии	Беспозвоночный хозяин	Длительность развития (дней)	Актиноспоридия (морфологическая группа)
<i>Myxobolus arcticus</i>	<i>Stylodrilus heringianus</i>	90	<i>Tractinomyxon</i>
<i>M. bramae</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	70—81	»
<i>M. carasii</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	91	»
<i>M. cerebralis</i>	» »	104—113	»
<i>M. cotti</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	90—100	»
<i>M. cultus</i>	<i>Branchiura sowerbyi</i>	160	<i>Raabeia</i>
<i>M. dispar</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	217	»
<i>M. drjagini</i>	» »	91	<i>Tractinomyxon</i>
<i>M. hungarica</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	102	»
<i>M. macrocapsularis</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	66	»
<i>M. pavlovskii</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	93—120	<i>Hexactinomyxon</i>
<i>M. portucalensis</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	160	<i>Triactinomyxon</i>
<i>M. pseudodispar</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	78	<i>Triactinomyxon</i>
<i>M. intimus</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	58	<i>Triactinomyxon</i>
<i>Mixidium giradi</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	нет данных	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>Zschokella nova</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	98—101	<i>Siedlekiella</i>
<i>Zschokella</i> sp.	<i>Branchiura sowerbyi</i>	нет данных	<i>Echinactinomyxon</i>
<i>Henneguya exillis</i>	<i>Dero digitata</i>	нет данных	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>Hofferellus carrasii</i>	<i>Branchiura sowerbyi</i>	200	<i>Neoactinomyxon</i>
<i>H. carrasii</i>	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>T. ignotus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	90	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>H. cyprini</i>	<i>Nais</i> sp.	80	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>Thelohanellus hovorkai</i>	<i>Branchiura sowerbyi</i>	109	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>T. nikolskii</i>	<i>Tubifex tubifex</i>	60	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>Sphaerospora renicola</i>	<i>Branchiura sowerbyi</i>	91	<i>Neoactinomyxon</i>
<i>S. truttae</i>	<i>Lumbriculus variegatus</i>	138	<i>Echinactinomyxon</i>
<i>S. oncorhynchi</i>	<i>Stylaria lacustris</i>	нет данных	нет данных
<i>S. ictaluri</i>	<i>Dero digitata</i>	нет данных	<i>Aurantiactinomyxon</i>
<i>Ceratomyxa shasta</i>	<i>Manayunkia speciosa</i>	нет данных	<i>Neoactinomyxon</i>
<i>Ellipsomyxa gobii</i>	<i>Nereis</i> sp.	58	<i>Tetractinomyxon</i>
<i>Choromyxum auratum</i>	нет данных	110	<i>Antonactinomyxon</i>

выходит двуядерная спороплазма, которая сразу же внедряется между клетками эпителия, а затем и в сами клетки. В клетке происходит мультипликация обоих ядер спороплазмы с формированием многоядерных клеток. Деление ядер двуядерной стадии дает начало ранней спороцисте, четырехклеточному образованию с двумя соматическими клетками и двумя генеративными клетками (α и β). Происходящие затем 3 митотических деления двух соматических клеток формируют 16 диплоидных гаметоцист, следующий затем мейоз дает начало 16 гаплоидным гаметоцистам и 16 полярным телам. В дальнейшем каждая гаметоциста из α линии образует 8 зигот. Каждая зигота претерпевает 2 митоза, тем самым образуется четырехклеточная стадия. Три клетки, располагаясь по периметру вокруг четвертой, становятся предшественниками капсул и створок, а четвертая, в свою очередь подвергаясь мейотическому делению, образует спороплазму актиноспоры. На последнем этапе развития образуется панспороциста, содержащая 8 актиноспор. Примерно на 90-й день из олигохеты происходит выделение зрелых спор. Попадая в воду, они сохраняют жизнеспособность от нескольких дней (Markiw, 1992; Yokoyama et al., 1993b; Xiao, Desser, 2000) до двух недель (El-Matbouli et al., 1999). В экспериментах проникновение споры в организм рыбы происходит в течение 5—10 мин после попадания их в воду. Помимо этого было установлено, что заражение рыб спорами *Triactinomyxon* может происходить не только через кожные покровы, жабры и букальные впадины, но и при поедании рыбой зараженных олигохет, т. е. через пищеварительный тракт (Yokoyama, Urawa, 1997).

Наряду с этим появляются работы, в которых описывается прямая передача некоторых морских видов миксоспоридий. Так, была показана возможность передачи миксоспоридии *Enteromyxon leei* от зараженной рыбе здоровой при их совместном содержании, а также при скармливании здоровой рыбе зараженных спорами тканей (Diamant, 1997). Подобные данные были получены и для *Kudoa ovivora* (Swearer, Robertson, 1999). Однако в данных случаях можно поставить под сомнение методику постановки опытов, точнее ее «чистоту», так как заражение здоровых рыб могло произойти от вегетативных стадий — трофозоитов, в то время как для нормального течения жизненного цикла возможно необходим еще один хозяин.

Долгое время классификация миксоспоридий основывалась на особенностях строения их спор, т. е. количестве и форме створок и полярных капсул, наличие отростков. Однако таксономия, базирующаяся на форме спор имеет ряд недостатков, которые проявляются при диагностике представителей таких родов как *Leptoteka* и *Ceratomyxa*, *Myxobolus* и *Thelohanellus* и т. п. Поэтому в настоящее время широко используются молекулярные методы. В частности, было показано, что миксоспоридии являются организмами, близкими к книдариям (Siddal et al., 1995; Jiménez-Guri et al., 2007).

Также удалось выяснить связь между пролиферативным почечным заболеванием лососевых и миксоспоридией *Buddenbrokia plumatellae*, паразитирующей в мшанке (Canning et al., 1999). Впоследствии этот и другие сходные организмы выделили в самостоятельный класс Malacosporea, который к настоящему моменту насчитывает 4 вида (Canning et al., 2000).

Помимо экспериментального изучения жизненных циклов миксо스포ридий внимание исследователей было обращено на природную зараженность актиноспоридиями олигохет из естественных водоемов, так и из рыбоводных хозяйств.

В 1998 г. опубликованы результаты исследования зараженности актиноспоридиями олигохет, обитающих в венгерском оз. Балатон (El-Mansy et al., 1998a). В лабораторных условиях из них было выделено 10 морфологически разных форм актиноспор (5 принадлежащих к сборной группе *Triactinomyxon*, 3 к сборной группе *Aurantiactinomyxon* и 2 к сборной группе *Raabeia*). Максимальная зараженность составила 33 %, а минимальная — 1.4 %. Также в зараженности олигохет была отмечена ярко выраженная сезонная динамика. Степень инвазии *Tubifex tubifex* актиноспорами *Triactinomyxon* в период весна-лето варьировала в пределах 30 %, снижаясь в осенний и зимний периоды до 0—6 %. Находки некоторых типов актиноспоридий были сделаны лишь в летние месяцы.

В следующей работе этого же авторского коллектива приводятся данные по зараженности актиноспорами олигохет из прудов рыбоводных хозяйств (El-Mansy et al., 1998b). В итоге из 5 видов олигохет (*Tubifex tubifex*, *Branchiura sowerbyi*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Nais elinguis* и *Stylaria lacustris*) было выделено 28 различных актиноспоридий, принадлежащих к 4 сборным группам. Максимальная зараженность олигохет всеми типами актиноспор составила 85 %, а минимальная — 0.9 %, при этом она имела вполне определенную сезонную динамику. Пик зараженности олигохет *Branchiura sowerbyi* актиноспорами *Raabeia* и *Aurantiactinomyxon* пришелся на весенний и летний периоды. Однако для некоторых видов олигохет зараженность имела почти постоянный, довольно высокий уровень, лишь немного увеличивающийся в весенне-летний период.

Интересна и работа канадских исследователей (Xiao, Dessler, 1998), в которой описана зараженность актиноспоридиями олигохет из крупного озера. На протяжении трех лет авторами было исследованно 14 тыс. олигохет, принадлежащих 19 видам из 4 семейств, однако лишь 4 вида аннелид (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Rhyacodrilus coccinens*, *Lumbriculus variegatus*), при их содержании в лабораторных условиях, выделили споры актиноспоридий. Всего за время проведения исследований было обнаружено 25 форм актиноспоридий, входящих в состав 8 сборных групп. Из них 10 относились к группе *Triactinomyxon* (2 вида из них были ранее описаны), по 6 видов к группам *Raabeia* и *Echinactinomyxon*, и по 1 виду к группам *Synactinomyxon*, *Antonactinomyxon* и *Guyenotia*. Зараженность олигохет варьировала для разных видов от 0.2 до 1.9 %. Для двух особей *Limnodrilus hoffmeisteri* были отмечены двойные заражения *Triactinomyxon* — *Echinactinomyxon* и *Triactinomyxon* — *Raabeia*. Была выявлена сезонная динамика зараженности олигохет разнообразными актиноспоридиями. С повышением температуры воды увеличивается количество выделяющихся форм актиноспоридий и возрастает зараженность олигохет. Пик выделения актиноспоридий приходится на период с максимальным значением температуры воды. В дальнейшем с ее понижением наблюдается и значительное снижение уровня инвазии олигохет. Помимо данных по зараженности олигохет эти исследователи получили разнообразную информацию по их биологии. Так, было установлено, что количество видов и числен-

ность олигохет уменьшается с возрастанием глубины водоема. В частности, на глубине до 0.5 м встречается 14 видов олигохет, а с увеличением глубины до 1.5 м количество видов сокращается до 7. На глубинах от 1.5 до 4.5 м обитает лишь 3 вида олигохет. Также была отмечена зависимость между типом грунта и количеством видов и численностью встречающихся в нем олигохет. Авторами была изучена фауна миксоспоридий из этого озера. Было обнаружено как минимум 20 видов миксоспоридий, относящихся к родам *Myxobolus*, *Sphaerospora*, *Henneguya*, *Hofferellus*, *Thelohanel-lus*, *Chloromyxum*, *Myxidium* (Xiao, Dessler, 2000, 2002).

Статьи Озера и др. (Ozer et al., 2002a,b,c) посвящены изучению фауны актиноспоридий олигохет лососевого рыбоводного хозяйства в Северной Шотландии. За два года исследований автором было собрано 28.5 тыс. экз. олигохет, принадлежащих к семействам Tubificidae, Lumbriculidae, Naididae и Enchytraeidae. При содержании червей в лабораторных условиях была выделена 21 морфологическая форма актиноспоридий, принадлежащая к 7 сборным группам. Наибольшая зараженность олигохет (2.9 %) была отмечена в летний период (июнь—август). Осенью (сентябрь—ноябрь), так же как и весной (март—май) зараженность снижалась, достигая своего минимального значения 0.5 % зимой (декабрь—февраль).

К настоящему времени также значительно расширилась география изучения заражения олигохет актиноспоридиями. Появились сообщения о находках актиноспоридий в Австралии, Испании (Szekely et al., 2000), Германии и Сирии (Szekely et al., 2007). Особого внимания заслуживает работа, в которой описываются актиноспоридии в Эстонии (Racz, Timm, 2002). В статье приводятся данные по пресноводным олигохетам, взятым из р. Емајõgi, их зараженность составила 11 %.

После проведения значительного числа экспериментальных исследований ученые столкнулись с фактом, что предполагаемая связь между родами миксоспоридий и сборными группами актиноспоридий зачастую не подтверждается. Так, например для трех представителей рода *Myxobolus* (*M. cerebralis*, *M. pavlovskii*, *Myxobolus* sp.) характерно наличие актиноспорейных стадий, принадлежащих к трем различным сборным группам *Triactinomyxon*, *Hexactinomyxon* и *Raabeia* соответственно (Wolf, Markiw, 1984; Rudisch et al., 1991; Yokoyama et al., 1991), а для двух представителей рода *Zschokella* *Zschokella* sp. и *Zschokella nova* характерно наличие актиноспор *Echinactinomyxon* и *Siedlekiella* соответственно. В то же время представители трех родов миксоспоридий (*Ceratomyxa shasta*, *Myxidium giardi*, *Hofferellus carassii*) имеют в своем цикле актиноспоридий, принадлежащих к одной сборной группе *Aurantiactinomyxon*.

В настоящее время в исследовании Мухозоа все более широко используется ПЦР (полимеразная цепная реакция), что позволяет более точно определять степень родства между организмами. В связи с этим представляет интерес сравнение с использованием ПЦР миксоспоридий и актиноспоридий, собранных в одном месте (Шотландии). Сравнивались 9 видов миксоспоридий, принадлежащих к родам *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Zschokella*, *Myxidium*, *Hofferellus*, *Myxobilatus* и 12 форм актиноспор, принадлежащих к сборным группам *Neoactinomyxon*, *Aurantiactinomyxon*, *Raabeia*, *Synactinomyxon*. После проведения ПЦР анализа было установлено, что 3 разные актиноспоры из групп *Neoactinomyxon*, *Aurantiactinomyxon* и

Raabeia являются фазами жизненных циклов миксоспоридий *Chloromyxum* sp., *Chloromyxum truttae* и *Myxidium truttae*. Те же исследования показали довольно серьезные различия между некоторыми представителями *Sphaerospora*, которые могут указывать на сборность этого рода. Группой ученых (Hallet et al., 2004) также было установлено, что одному генотипу могут соответствовать несколько фенотипов, что позволило им усомниться в надежности морфометрической диагностики актиноспор. Другие исследователи (Longshaw, Feist., 2005) полагают, что морфология актиноспор является не более чем приспособлением к окружающей среде, и в этом случае совершенно не обязательно соответствие актиноспоридии определенного типа какой-либо миксоспоридии. Следует отметить, что к настоящему моменту описано порядка 180 форм актиноспоридий, составляющих 17 сборных групп и из них только 40 представителей 7 сборных групп описаны как фазы жизненных циклов миксоспоридий.

В заключение обзора необходимо отметить, что окончательное определение взаимоотношений разных форм в типе Мухозоа еще далеко до завершения, и в дальнейшем оно, несомненно, должно основываться на совместном использовании как классических морфометрических подходов, так и современных молекулярных методик. Перед исследователями миксоспоридий в первую очередь встает задача экспериментальной проверки жизненных циклов каждого вида Мухозоа. Цель состоит в установлении связи между уже известными актиноспоридиями и миксоспоридиями. Также необходимо активизировать изучение фауны актиноспоридий, расширяя географию проводимых полевых исследований.

Список литературы

- Успенская А. В. 1955. Биология, распространение и рыбохозяйственное значение *Myxosoma cerebralis* — возбудителя вертежа форелей. 8-е совещ. по паразитол. пробл. Тез. докл. 155—156.
- Чепурная А. Г. 1991. Биология *Myxobolus pavlovskii* (Akhmerov, 1951) (Myxosporea, Myxobolidae) паразита толстолобика. Проблемы паразитологии рыб. Тез. докл. III Международн. совещ. Петрозаводск. 22.
- Харри Б. И. 1992. Опыты по заражению *Carassius carassius* спорами *Myxobolus carassii* (Myxozoa). Цитология. 34 (4): 158.
- Шульман С. С. 1984. Класс слизистые споровики или миксоспоридии (*Myxosporidia* Butschli, 1881). В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб. 1. Л.: Наука. 88—253.
- Шульман С. С. 1966. Миксоспоридии фауны СССР. Л.: Наука. 506 с.
- Юнчис О. Н. 1984. Взаимоотношения паразита и хозяина у миксоспоридии. Паразитология. 9: 136—143.
- Auerbach M. 1910. Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actynomyxidien, Microsporidien). Eine Monographische Studie. Leipzig. 8: 261
- Bartholomew J., Atkinson S. D., Hallett S. L., Lowenstine L. J., Garner M. M., Gardiner C. H., Rideout B. A., Keel M. K., Brown J. D. 2008. Myxozoan parasitism in waterfowl. Int. Journ. Parasitol. 38 (10): 1199—1207.
- Benajiba M., Marques A. 1993. The alternation of actinosporean and myxosporidian sporul forms in the development of *Mixidium giardi* (parasite of *Anguilla anguilla*) through oligochaetes. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 13: 100—104.
- Burtle G., Harrison L., Styer E. 1991. Detection of a triactinomyxid myxozoan in an oligochaete from pounds with proliferative gill disease of channel catfish. Journ. Aquat. Anim. Health. 4: 281—287.

- Canning E. U., Curry A., Feist S. W., Longshaw M., Okamura B. 1999. *Tetracapsula bryosalmonae* n. sp. Of PKD in salmonid fish. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 19 (5): 203—206.
- Canning E. U., Curry A., Feist S. W., Longshaw M., Okamura B. 2000. A new class and order of myxozoans to accommodate parasites of bryozoans with ultrastructural observations on *Tetracapsula bryosalmonae* (PKX organism) Journ. Eukaryot. Microbiol. 47: 456—457.
- Diamant A. 1997. Fish-to-fish transmission of a marine myxosporeans. Dis. Aquat. Org. 30 (2): 99—105.
- Doflein F. 1899. Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zusammenfassende Uebersicht. Zool. Zentrbl. 6: 361—379
- Eiras J., 2005 An overview on the myxosporean parasites in amphibian and reptiles. Acta Parasitologica. 50 (4): 267—275.
- El-Mansy A., Molnar K., Szekely Cs. 1998 a. Studies on the occurrence of actinosporean stages of myxosporean in lake Balaton, Hungary, with the description of triactinomyxon, raabeia and aurantiactinomyxon types. Acta Vet. Hungarica. 46 (4): 437—450.
- El-Mansy A., Molnar K., Szekely Cs. 1998b. Studies on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporeans in a fish farm of Hungary, with the description of triactinomyxon, raabeia, aurantiactinomyxon and neoactinomyxon types. Acta Vet. Hungarica. 46 (2): 259—284.
- El-Matbouli M., Hoffman R. W. 1989. Experimental transmission of two *Myxobolus* spp. Developing bisporogeny via tubificid worms. Parasitol. Res. 75: 461—464.
- El-Matbouli M., Hoffmann R. W. 1991. Effects of freezing, aging and passage through the alimentary canal of predatory animals on the viability of *Myxobolus cerebralis*. Journ. Aquat. Anim. Health. 3: 260—262.
- El-Matbouli M., Fischer-Scherl Th., Hoffmann R. W. 1992a. Transmission of *Hofferellus carassii* Achmerov, 1960 to goldfish (*Carassius auratus*) via an aquatic oligochaete. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 12: 54—56.
- El-Matbouli M., Fischer-Scherl Th., Hoffmann R. W. 1992 b. Present knowledge on the life cycle taxonomy, pathology and therapy of some Myxosporea spp., important for freshwater fish. Ann. Rev. Of Fish Dis. 3: 367—402.
- El-Matbouli M., Hoffman R. W. 1993. *Myxobolus carassii* (Klokaceva, 1914) also requires an aquatic oligochaete *Tubifex tubifex* as an intermediate host in life cycle. Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol. 13 (6): 189—193.
- El-Matbouli M., Hoffmann R. W. 1998. Light and electron microscopic studies chronological development of *Myxobolus cerebralis* to the actinosporean stage in *Tubifex tubifex*. Int. Journ. Parasitol. 28: 195—217.
- El-Matbouli M., Hoffmann R. W., Schoel T. S., McDowel, Hendrick R. P. 1999. Whirling disease: host specificity and interaction between the actinosporean stage of *Myxobolus cerebralis* and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Dis. Aquat. Org. 35: 1—12.
- Fredrich C., Ignolic E., Freitag B., Kastberger G., Hohmann V., Scofitch G., Neumeister U., Kepka O., 2000, A myxozoan-like parasite causing xenomas in the brain of the mole *Talpa europea* L., 1758. Parasitology. 121: 483—492.
- Grossheider G., Korting W. 1992. First evidence that *Hofferellus cyprini* (Doflein 1898) is transmitted by *Nais* sp. Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol. 12 (1): 17—20.
- Hallet S. L., Atkinson S. D., Erseus C., El-Matbouli M. 2004. Molecular methods clarify morphometric variation in triactinomyxon spores (Myxozoa) released from different oligochaete hosts. Syst. Parasitol. 57 (1): 1—14.
- Hamilton A. J., Canning E. U. 1987. Studies on the proposed role of *Tubifex tubifex* (Müller) as an intermediate host in the life cycle of *Myxosoma cerebralis* (Hofer, 1903). Journ. Fish Dis. 1, 10: 39—56.
- Jiménez-Guri E., Phillipe H., Okamura B., Holland P. 2007. *Buddenbrockia* is a cnidarian worm. Science. 317: 116—118.

- Kent M. L., Whitaker D. J., Margolis L. 1993. Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of pacific salmon, via a triactinomyxon from aquatic oligochaete *Stylochelus heungianus* (Lumbriculidae). Can. Journ. Zool. 71: 1207—1211.
- Kent M. L., Margolis L., Corliss J. O. 1994. The demise of a class of protists: taxonomic and nomenclatural revision proposed for the protists phylum Myxozoa Grassers 1970. Can. Journ. Zool. 72(5): 932—937.
- Longshaw M., Feist S., 2005. The role of morphology and ecology in the transmission of actinospore types (Myxozoa) in freshwater ecosystem. EAAP 12th Int. Conf. «Disease of Fish and Shellfish», Copenhagen, 2005. Book of Abstr. 13 (10): 195.
- Markiw M. E. 1989. Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout. Dis. Aquat. Org. 6: 7—10.
- Markiw M. E. 1992. Experimentally induced whirling disease. II. Determination of longevity of the infective triactinomyxon stage of *Myxobolus cerebralis* by vital staining. Journ. Aquatic Animal Health. 4 (1): 44—47.
- Molnár K. 1979. *Myxobolus pavlovskii* (Achmerov, 1954) (Myxosporidia) Infection in the Silver Carp and Bighead. Acta Vet. Sci. Hung. 27: 207—216.
- Ozer A., Wooten R. 2002a. Biological characterization of some actinosporeans. Journ. Nat. Hist. 36: 2199—2209.
- Ozer A., Wooten R., Shinn A. D. 2002b. Infection prevalence, seasonality and host specificity of actinosporean types (*Myxozoa*) in an Northern Atlantic salmon fish farm located in Northern Scotland. Folia Parasitol. 49: 263—268.
- Ozer A., Wooten R., Shinn A. D. 2002c. Survey of actinosporean types (*Myxozoa*) belonging to seven collective groups found in a freshwater salmon farm in Northern Scotland. Folia Parasitol. 49: 189—210.
- Plehn M. 1924. Praktikum der Fischkrankheiten. In: Handbuch der binnenfischerei Mitteleuropas. 1. Stuttgart. 301—470.
- Racz O. Z., Timm T. 2002. First report on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporean (*Myxozoa*: Myxosporidia) in Estonia. Acta Parasitol. 47(3): 190—195.
- Rudisch S., El-Matbouli M., Hoffmann R. W. 1991. The role of tubificide worms as intermediate host in the life cycle of *Myxobolus pavlovskii* (Achmerov, 1954). Parasitol. Res. 77: 663—667.
- Siddal M. E., Martin D. S., Bridge D., Desser S. S., Cone D. K. 1995. The demise of a phylum of protists phylogeny of the Myxozoa and other parasitic cnidaria. Journ. Parasitol. 81: 961—967.
- Szekely C. 1991. Studies on the possible role of aquatic oligochaetes in the life cycle of myxosporeans. 3rd Int. Symp. «Problems of Fish Parasitology». Petrozavodsk. Abstr. Rep. 81.
- Szekely C., Silja-Bombadilla A., Alvares-Pellitero P. 2000. First report on the occurrence of an actinosporean stage (*Myxozoa*) in oligochaetes from Spanish freshwaters. Acta Vet. Hung. 48(4): 433—441.
- Swearer S., Robertson D. 1999. Life history, pathology, and description of *Kudoa ovivorax* n. sp. (*Myxozoa*, Myxosporidia): An ovarian parasite of caribbean labroid fishes. Journ. parasitol. 85 (2): 337—353.
- Thelohan P. 1892. Observation sur les myxosporidies et essai de classification de ces organismes. Bull. Soc. Philom. 4: 165—178.
- Thelohan P. 1895. Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Sci. Fr. Belg. 26: 100—394.
- Wolf K., Markiw M. 1984. Biology contravenes taxonomy in the *Myxozoa*: new discoveries show alternation of in vertebrate and vertebrate hosts. Science. 225. 4669: 1449—1452.
- Xiao C., Desser S. S. 1998. Oligochaetes and their actinosporean parasites in lake Sasajewun, Algonquin Park, Ontario. Journ. Parasitol. 84(5): 1020—1026.
- Xiao C., Desser S. S. 2000. Cladistic analysis of myxozoans species with know alternating life-cycle. Syst. Parasitol. 46 (2): 81—91.
- Xiao C., Desser S. S. 2002. The longevity of actinosporean spores from oligochaetes of lake Sasajewun, Algonquin park, Ontario and their reaction to fish mucus. Journ. Parasitol. 86 (1): 193—195.

- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. 1991. A new collection method of actinosporean spores from tubificidae and experiments on the life cycle of myxosporeans. 3rd Int. Symp. «Problems of Fish Parasitology». Petrozavodsk. Abstr. Rep. 99—100.
- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. 1993a. Involvement of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaete: Annelida) in the transmission of *Hoferellus carassii* (Myxosporea: Myxozoa) the causative agent of kidney enlargement disease (KED) of gold fish (*Carassius auratus*). Journ. Fish Dis. 28: 135—139.
- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. 1993b. Some biological characteristics of actinosporean from the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. Dis. Aquat. Org. 17: 223—228.
- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. 1995. Chemoresponse of actinosporean spores of *Myxobolus cultus* to skin mucus of gold fish *Carassius auratus*. Dis. Aquat. Org. 21 (1): 7—11.
- Yokoyama H., Urawa S. 1997. Fluorescent labeling of actinospores for determining portals of entry into fish. Dis. Aquat. Org. 30: 165—169.

MODERN STATE OF KNOWLEDGE ON THE LIFE CYCLES IN MYXOZOA

A. S. Dudin

Key words: Myxozoa, Myxosporea, actinospore, Oligochaeta, life cycle.

S U M M A R Y

A critical review of modern studies on the life cycles of Myxozoa is presented. List of myxosporidian species with known life cycles is given.